鼠尾藻(Sargassum thunbergii)有性生殖 过程与育苗*

王增福 1,2 刘建国1

- (1. 中国科学院海洋研究所海洋生物技术研究与发展中心 青岛 266071;
 - 2. 中国科学院研究生院 北京 100049)

提要 采用室内培养和野外实地观测的方法,研究了鼠尾藻的生长发育和有性生殖过程,并在此基础上进行了有性生殖人工育苗实验。结果表明,鼠尾藻在海水温度高于 22 时,生殖托开始发育,海水温度超过 23 以后,生殖托的生长速度加快,海水温度超过 24 时,生殖托生长速度最快并迅速成熟,在海水温度达到 26 时,观察到了卵的集中排放挂托现象。鼠尾藻卵的排放较为齐整且有一定的先后顺序,生殖托基部的卵最先排出,中部次之,最后是顶部,雄托排精时间要稍晚于雌托排卵时间。受精卵大约在受精 1h 后进行第一次细胞分裂,分裂面与长轴垂直,大约 2h 后进行第二次分裂,下端细胞的分裂面平行于第一次分裂方向,而上端细胞的分裂面则垂直,随后大约每 2—4h 细胞分裂一次。从卵挂托到幼胚脱落一般需要 24—48h。观察发现,生殖窝不仅存在于生殖托上,在部分生殖枝上也有分布。在鼠尾藻的人工育苗的实验中,胚苗在苗帘上的生长状态良好。

关键词 鼠尾藻, 生殖托, 有性生殖, 育苗中图分类号 P735

鼠尾藻(Sargassum thunbergii)在系统分类学上 隶属于褐藻门(Phaephyta)、圆子纲(Cyclospreae)、墨角藻目(Fucales)、马尾藻科(Sargassaceae)、马尾藻属(Sargassum),为我国沿海常见野生种,生活在中潮带和低潮带的岩石上,或高、中潮带的水陆或石沼中(方同光等,1964;曾呈奎等,1963,2000)。鼠尾藻具有一定的药用价值,具有软坚散结、利尿消肿、消热化痰之功效,可以对淋巴结核、淋病、甲状腺肿大、心绞痛等症具有治疗作用(林超等,2006)。另外,鼠尾藻可被用作制造氯化钾和褐藻胶的原料,还可以作为海参的优质饵料。近年来,随着海参养殖业的迅速发展,对鼠尾藻的需求也大量增加(袁成玉,2005),大量自然生长的鼠尾藻被采收,在很多地

方资源已近衰竭, 而对其需求量却有增无减。解决鼠尾藻的资源短缺问题已经成为当前藻类和水产学界关注的热点问题。

从根本上解决鼠尾藻资源的短缺问题就需要 开展相应的人工养殖,而如何解决人工养殖过程中 的苗种问题是其关键。目前鼠尾藻苗种主要有两个 来源:一是采集野生苗种;二是收集假根再生苗种 (原永党等,2006)。上述两种采苗方法都会对天然的 鼠尾藻自然资源造成严重破坏,同时也不能保障种 苗数量,远远不能满足该产业发展需要。

寻找新的苗种解决途径已成为当前鼠尾藻人工增养殖中的一项迫切任务。近年来,与鼠尾藻育苗相联系的一些尝试也已经有所开展(朱仲嘉等,1992;刘涛等,2005¹⁾)。鼠尾藻作为一种雌雄

^{*} 中国科学院方向性创新项目, KZCX3-SW-215 号; 中国科学院海洋研究所创新项目, L86032523 号。王增福, E-mail: wangzengfu@ms.qdio.ac.cn

通讯作者: 刘建国, 研究员, E-mail: jgliu@ms.qdio.ac.cn

¹⁾ 刘 涛,崔竞进,王翔宇,2005. 一种基于体细胞育苗技术的鼠尾藻苗种繁育方法.专利申请号: CN200410075810.X,公开号: CN1631119

异株藻类植物,存在有性生殖过程。 藻体性成熟后,卵受精不断细胞分裂发育成新的双倍体的孢子体,因此理论上可以利用有性生殖进行育苗。但是迄今为止,关于鼠尾藻的有性生殖特点和规律的研究尚未见系统报道,利用有性生殖育苗也还没有形成一套切实可行的技术规范,所以在生产实践中尚未加以应用。

本文中报道青岛汇泉角海域鼠尾藻的生殖器官发育、有性生殖过程和有性生殖育苗的研究结果,以期开辟鼠尾藻的育苗新途径,推动该产业发展。

1 实验与方法

实验于 2006 年春夏季节在青岛进行,通过室内培养和野外实地考察的方法,观察鼠尾藻的生长发育状况和有性生殖过程,并在此基础上开展有性生殖育苗实验。

1.1 样品采集海区

野外实地考察在青岛汇泉角海岸潮间带的鼠尾藻生长密集地区进行,汇泉角位于36°02 N,120°21 E,毗邻南黄海,其潮间带为岩石底质。采取定点观察和随机取样观察相结合的方法,定期观察鼠尾藻生长发育状况、性成熟状态以及排卵受精时间。使用的检测手段和工具包括:温度计、刻度尺、解剖镜和显微镜。

1.2 室内培养

室内培养在玻璃缸和半透明塑料箱中进行,培养过程中每天早晚各换水一次,并用小型充气机进行充气。主要观察鼠尾藻的性成熟过程、精子和卵子的释放排出、精卵的结合受精以及受精卵逐渐发育成胚苗的过程。检测手段和工具同上。

1.3 有性生殖育苗培养

有性生殖育苗实验在鼠尾藻雌生殖托排卵后进行。收集正在排放卵和精子的藻体或生殖枝,放于培养皿和室内大水池中,让其自然脱落,然后将藻体和生殖枝取出。培养皿放在光照培养箱中,随后每天换水一次,光照强度控制在 50µmol E/(m²·s),光照周期为 14L:10D,温度为(25±0.5)。大水池每天也换水一次,平时用水泵使水不断循环流动,光照采用室内自然散射光,温度为(26±1.5),育苗附着基使用苗帘和布条。育苗期间、主要观察幼苗随时间变化的生长发育状况。

2 结果

2.1 野外观测

从 5 月下旬开始, 每隔几天进行一次野外观 测。在海水退潮时,现场取样,进行观察和测量: 海水温度、藻体样品生长发育状况、藻体长度以 及生殖托长度变化,结果见表 1。由表 1 表明: 在 观察的初始阶段,海水温度为 21 左右,鼠尾藻 藻体长度增加较快,但生殖托肉眼不可见; 随着 时间的推移,海水温度不断升高,当海水温度超 过22 以后,在鼠尾藻藻体长度继续增加的同时, 生殖托的长度也明显增长; 当海水温度超过 23 以后, 鼠尾藻藻体长度的增加放缓, 而生殖托生 长速度加快,到6月28日,生殖托长度达到 2.32mm, 藻株的性别在显微镜下观察生殖托的 切片已经可以比较清楚地区分, 但从外观上仍然 很难判断; 当海水温度超过 24 时,鼠尾藻藻体 长度的增加很少甚至停止, 而生殖托生长速度达 到最快, 并很快达到性成熟时的长度(雄托 10mm, 雌托 3mm), 到 7 月 11 日, 雄生殖托平均长度达 到 9.36mm, 雌托平均长度达到 3.16mm, 雌雄性 从外观上基本可以判定: 雄生殖托较为细长, 表 面光滑; 雌生殖托较粗短, 表面粗糙。这时雌、 雄生殖托发育外观接近成熟, 但生殖细胞尚未完 全成熟: 从7月15日开始海水温度超过25 . 到 7月21日水温达到26时,生殖细胞完全成熟, 大量卵子集中排放并悬挂在生殖托上, 开始有性 生殖过程。

2.2 室内培养观察

将野外采集的鼠尾藻藻株在室内培养, 观察 鼠尾藻的基本生物学特征、生殖托的发育状况以 及有性生殖过程。鼠尾藻藻体呈暗褐色, 固着器 为扁平的圆盘状, 上生一条主干, 主干甚短, 长 约 5-8mm, 圆柱形, 其上有鳞状的叶痕(封面图 片 a)。主干顶端长出 10—30 条初生分枝, 同一株 鼠尾藻的初生分枝的长度和外形差别很大,有的 初生分枝尚处于幼年期, 为当年所生, 有鳞片状 小叶覆盖: 而有的初生分枝上生有次生分枝, 为 上一年度生出的初生枝, 充分发育的初生分枝长 度可达 500mm 以上。在每条初生分枝上的次生 分枝数量差别也较大,数量一般在 30-50 个范 围内。次生分枝的长度和节间距离在生长发育的 不同阶段存在很大差异, 至性成熟时, 次生分枝 的长度可达 100-150mm, 有的甚至可达到 200mm 以上。在次生分枝上有生殖枝发育, 性成

= 1	青岛汇泉角沿岸的鼠尾藻生长发育状况(200c #\
<i>⊼</i> ⊽	百岛儿永用汽车的商手澳大大友自从流(2006 年)

Tab.1 The growth and development status of wild S. thunbergii in the intertidal zone of Qingdao Huiquan Cape (2006)

日期(月.日)	温度()	藻长(mm)	生殖托长度(mm)		
□#3(/ □· □)	温 及()	· 宋 (()		
05.24	20.8	162 ± 9.1	_	_	
05.30	21.2	226 ± 8.0	_	=	
06.08	22.8	265 ± 12.9	<0	.5	
06.14	22.4	334 ± 23.0	0.84 ± 0.13		
06.23	22.6	400 ± 20.5	1.22 ± 0.17		
06.28	23.2	423 ± 24.2	2.32 ± 0.92		
07.06	24.1	436 ± 23.1	4.83 ±	3.06^{a}	
07.11	24.8	431 ± 15.0	9.37 ± 0.59	3.16 ± 0.52	
07.15	26.2	438 ± 14.7	10.28 ± 0.39	3.25 ± 0.44	
07.18	25.5	441 ± 24.0	10.29 ± 0.41	3.21 ± 0.39	
07.21	26.0	438 ± 27.4	10.67 ± 0.64	3.28 ± 0.43	

注: 温度是观察采样时海水的即时温度, 藻长是选用生长发育较为一致的有代表性的藻株, 藻长和生殖托长度的样本数均为 5, a 系由于雌、雄生殖托大小出现明显分化导致该结果数据之间差异较大

熟时生殖枝在次生分枝的节间距离约为 5—8mm, 每个次生分枝上大约有 20—30 个生殖枝。在每一 个生殖枝上生殖托数量不等, 有的单生, 有的丛生 (数量一般为3个,多者可达6—7个),长度差别也 较大, 雌托长度大多在 3—5mm 之间, 雄托长度 在 10-15mm 之间。在 7 月中旬生殖托发育趋近 成熟, 雌托的显微切片可以观察到生殖窝周围有 清晰可见的卵子(封面图片 b), 雄托的显微切片 可以观察到生殖窝内有大量精囊密集分布。雄托 上的生殖窝孔相对比较稀疏,每个生殖托上大约 有80—120个生殖窝, 窝孔直径约为100—150µm; 雌托的生殖窝孔相对比较密集,但在总数量上要 少于雄托,每个生殖托上大约有60-90个生殖窝, 窝孔直径较大,约为 150—200μm。生殖托上部的 窝孔直径较基部略小, 但密度要大于基部, 成熟度 由基部向顶端递减。雌托的单个生殖窝周围一般排 列有 4—7 个卵(封面图片 c)。

7月21日在水温达到26时,卵开始大量排出,1个雌托一次排卵量平均在400多粒。卵的排放时间比较一致,生殖托基部和中部的卵在1天内基本上能全部排出;而生殖托顶部的卵仅有部分排出,大部分仍然留在生殖窝内(封面图片c)。这些未排出的卵一部分在6—7天后再集中排放一次,另一部分卵则不能排出而败育,最终同生

殖托一起脱落。卵在从生殖窝排出后,粘附于雌托表面,等待受精(封面图片 d)。雄托中精子的排放相对滞后,在时间上略晚于雌托的排卵时间,首先是精子随精子囊自生殖窝中排出,然后是游动的精子从精子囊中释放(封面图片 e)。 精子排放后游动到雌托周围的卵子附近,与之结合而最终完成受精过程(封面图片 f)。卵受精后,合子大约1h后分裂为两个细胞,分裂面与长轴垂直。2h后进行第二次分裂(封面图片 g),下端细胞首先分裂,其分裂面与第一次分裂平行,分裂为两个细胞,形成一个较大的细胞和一个较小的细胞,较小的细胞随后将逐渐发育成假根;上端细胞的分裂稍迟于下端细胞,分裂面与第一次分裂垂直,等分为两个细胞。之后大约每隔 2—4h 分裂一次,细胞进一步分化,发育成胚苗。

胚苗一端较宽另一端较窄,大约受精 48h 以后,较窄一端产生短的透明假根,之后假根数量和长度不断增加(封面图片 h)。 胚苗从生殖托表面脱离的时间有明显规律性,一般在午夜前后到翌日凌晨这段时间内较为集中,实验发现搅动等机械操作有利于胚苗脱离。胚苗附在生殖托上的时间(包括受精卵分裂期在内)一般为 24—48h,但有些胚苗很难从托上脱离,甚至新产生的假根会直接固着在生殖托的表面,最后同生殖托一起脱离。

生殖窝不仅分布在生殖托上,实验中还发现在部分生枝上也存在生殖窝,并观察到卵子从中溢出,挂卵于生殖枝上(封面图片 i),该过程与雌生殖托的排卵过程没有差异。这说明鼠尾藻生殖枝本身也具有一定的生殖能力。

2.3 有性生殖育苗

依据鼠尾藻有性生殖规律,进行了相应的人工育苗探索。在人工条件下诱导鼠尾藻释放精子和卵子并完成受精过程,然后让受精卵附着在苗帘上。

胚苗脱落后 24h 假根即可完成部分附着,但不是很牢固,48h 后的附着力加强,可以抵抗一定的冲击能力。胚苗附着后第一周,细胞数量增加较快,而细胞个体却逐渐减小,使得胚苗体积增加不多,表皮细胞颜色逐渐加深,胚苗的表面也变得越来越粗糙。在本实验中,大池苗帘上胚苗的密度可达 20 株/cm²以上,从第二周开始幼苗的体积增长加快,18 天内幼苗的平均长度已经达到0.3—0.4mm,有的长度已经达到1mm以上。

培养箱内培养的幼苗整体生长情况要比大池中的要好,而且生长也比较齐整,在个体上比大池中的均匀性好。大池苗帘上胚苗的个体生长状况参差不齐,有的个体比较大,有的个体则比较小,甚至部分苗发育不完整并出现坏死现象。造成这种现象的原因可能是由于大池中的管理相对粗放,环境条件不易控制,在池内形成了许多差别较大的微环境,有的适合鼠尾藻幼苗的生长,而有的对鼠尾藻的幼苗生长不利。另外在实验中发现大池内有许多滤食性的小动物,它们对胚苗存在着一定的摄食影响。实验中还发现,大池中的部分幼苗比培养箱中的要大,这可能是由于大池中局部培养条件对鼠尾藻幼苗的生长相对更加有利,也可能是光照培养箱中培养鼠尾藻的海水水体较小、营养盐不足导致的。

3 讨论

鼠尾藻的生殖季节在不同地区有很大的差异 (郑怡等, 1993; Nakamura et al, 1971; Umezaki, 1974; Koh et al, 1993; Hidenobu et al, 2000), 在青岛汇泉角海区 7 月下旬前后有一个生殖高峰。鼠尾藻的生长发育状况整体来看是一致的, 生殖托也基本上同时达到成熟。但是, 在大多数鼠尾藻性成熟时, 仍然存在为数众多的尚未发育成熟的鼠尾藻株和初生分枝。同一海区的鼠尾藻在一段时

间内可能存在几个性成熟高峰和集中排卵时间。

室内培养研究发现,雌托的排卵时间较为集中,雄托排精的时间要稍迟于雌托的排卵时间。雌、雄鼠尾藻的分别独立培养实验发现,雌株有排卵现象,而雄株始终未发现有精子排出,说明精子的排放可能受到排卵过程的某些诱导。鼠尾藻有性生殖的生殖力非常强大。根据上述观察结果,按照一株完整的雌性鼠尾藻大约有 10 个初生分枝可完成发育,每个初生枝有 30 个左右次生分枝,每个次生分枝大约有 20 个生殖枝,每个生殖枝平均有 2 个生殖托,以每个生殖托排放400 个卵的保守数据来计算,一株雌性鼠尾藻可排放4.8×10⁶ 个左右的卵,假设有1%的卵能够完成受精并最终发育成小苗,每株雌性鼠尾藻将可产生4万多株幼苗。

受精卵在发育初期即产生极性,在第二次分裂时,就分化出产生假根的细胞。室内培养中,胚苗附着时间比自然状态下要长,甚至出现部分胚苗不能完成脱离,这可能与室内培养条件缺少促使胚苗脱落的力量(潮汐、风浪等)有关。

在有的生殖枝上发现生殖窝和卵,这在以往 类似的褐藻中是没有报道的,出现该现象可能涉及 一个与生殖有关的自我调控,对于研究生殖托形成 机制是一个很有意义的理论,有必要进一步探讨。

有性生殖育苗可以从根本上解决困扰鼠尾藻人工养殖的苗源问题。在本实验中,鼠尾藻胚苗附着和生长状况良好意味着通过该技术人工规模育苗具有一定可行性。但是如何更好地控制幼苗的密度、均一度和成苗率等是下一步工作的重点内容,尚待进一步研究。

致谢 在本工作开展过程中,得到中国科学院海洋研究所逢少军研究员、高素芹老师和林伟副研究员、路克国同学的支持和帮助,谨致谢忱。

参 考 文 献

方同光, 张学明, 赵学武, 1964. 几种海藻的渗透生理与它们在潮间带分布的关系. 海洋与湖沼, 6(1): 85—96 朱仲嘉, 谭立佐, 崔世宽, 1992. 羊栖菜马尾藻组织培养芽生苗. 水产学报, 16(3): 275—277

- 林 超,于曙光,郭道森等,2006. 鼠尾藻中褐藻多酚化合物的抑菌活性研究. 海洋科学,30(3):94—97
- 郑 怡,陈灼华,1993. 鼠尾藻生长和生殖季节的研究. 福建师范大学学报(自然科学版),9(1):81—85

- 袁成玉, 2005. 海参饲料研究的现状与发展方向. 水产科学, 24(12): 54—56
- 原永党, 张少华, 孙爱凤等, 2006. 鼠尾藻劈叉筏式养殖试验. 海洋湖沼通报, 2: 125—128
- 曾呈奎, 张峻甫, 1963. 中国沿海海藻区系的初步研究. 海洋与湖沼, 5(3): 245—253
- 曾呈奎, 陆保仁, 2000. 中国海藻志 第三卷 褐藻门 第二册 墨角藻目. 北京: 科学出版社, 56—58
- Hidenobu K, Kouichi M, 2000. Temporal and spatial variation in the macrophyte distribution in coastal Lagoon Lake Nakaumi and its neighboring waters.

- Journal of Marine Systems, 26(2): 223-231
- Koh C H, Kim Y, Kang S G, 1993. Size distribution, growth and production of *Sargassum thunbergii* in an intertidal zone of Padori, west-coast of Korea. Hydrobiologia, 261: 207—214
- Nakamura Y, Tatewaki H, Nakahara S *et al*, 1971. The seasonal variations of standing crops of *Sargassum thunbergii*. Interim Rep. of the Kuroshio Littoral Region Research Group for JIBPPM, 15—17
- Umezaki I, 1974. Ecological studies of *Sargassum thunbergii* (Mertens) O'Kuntze in Maizura Bay, Japan Sea. Bot Mag Tokyo, 87: 185—192

THE SEXUAL REPRODUCTION OF SARGASSUM THUNBERGII AND ITS APPLICATION IN SEEDLING BREEDING

WANG Zeng-Fu^{1, 2}, LIU Jian-Guo¹

(1. R & D Center of Marine Biotech, Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, 266071; 2. Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049)

Abstract The growth, development, and sexual reproduction of Sargassum thunbergii were studied in Qingdao, Shandong Peninsula, China, in the spring and summer of 2006 by indoor cultivating and observing on the local tidal sites. The results showed that both the growth in algal length and receptacle development depended on seawater temperature. The algal length increased quickly at seawater temperature of 23 . The receptacles were visible and started to develop at 22 . The receptacles grew and developed fast at 24 and higher. Eggs were released off mature female receptacles at about 26. The eggs attached to the surface of female receptacles, and were laid in turn from bottom to top of the receptacles. More than 400 eggs were laid from a single female receptacle and a female plant could produce about 5 million eggs. Sperms were released from the male receptacles after the eggs were laid. The zygote began its first division at about 1 hour post-fertilization, the division section was vertical to the major axis, and 2 same-sized cells were produced. About 2 hours after the first cell division, cell split again. The division section of the down cell paralleled to the first division direction for producing a large cell and a small cell. The small cell would gradually developed into rhizoids. The division of the upper cell was slightly later than that of the down cell, and the division section was vertical to that of the down cell. Subsequently, in every 2—4 hours the cell would divide once, the cells split further and developed to embryo. It took about 24— 48 hours from the eggs shedding to embryo formation and detaching from the female receptacles. Conceptacles were found in some reproductive branches with eggs shedding, which showed that the reproductive branches played some functions of reproduction too.

Additional to the study of *S. thunbergii* sexual reproduction, seedling breeding was conducted. The seedling length of *S. thunbergii* increased to 0.3—0.4mm in average within 18 days, and the seedlings grew well with a coarse surface and darkened color. It indicated that the seedling breeding via sexual reproduction for *S. thunbergii* was feasible.

Key words Sargassum thunbergii, Receptacle, Sexual reproduction, Seedling breeding



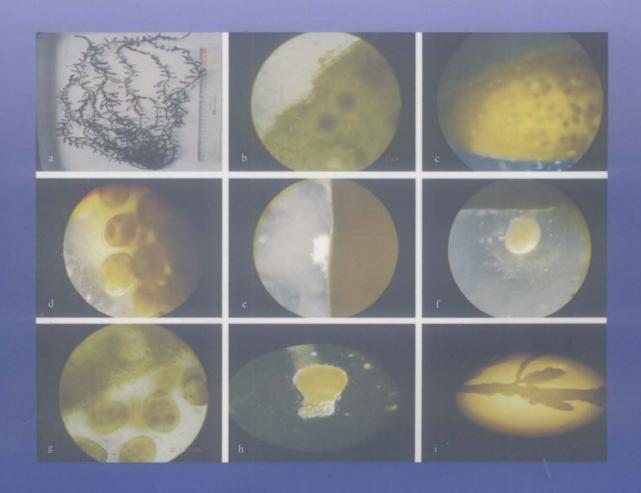
海洋与湖沼

Oceanologia et Limnologia Sinica

Sponsored by the Chinese Society for Oceanology and Limnology Undertaken by Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences

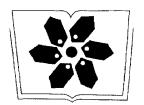
> 第38卷第5期 Vol.38 No.5

> > 2007





中国百种杰出学术期刊 中国科学院优秀期刊一等奖 中国科协优秀科技期刊一等奖



中国科学院科学出版基金资助出版

海洋与湖沼

(Haiyang Yu Huzhao)

第38卷 第5期 2007年9月



目 次

海温距平的 ENSO 模和类 ENSO 模的三维结构 ····································	… 陈永利	王 凡	赵永平	吴爱明	(385)
稳定风浪场谱特征量间的关系			"文 凡	高志一	(394)
白洋淀水循环特点及其对生态环境的影响	·马寨璞	赵建华	康现江	井爱芹	(405
长江口崇明东滩沉积物中生源硅的地球化学分布特征					
高 磊	李道季	余立华	孔定江	王延明	(411
2003年5月长江口内外溶解态无机氮、磷、硅的空间分布	及日变化·		高学鲁	宋金明	(420
冲绳海槽西侧陆坡及其邻区天然气水合物成藏构造特征	… 郭军华	吴时国	徐 宁	范奉鑫	(432
应用长链不饱和烯酮重建末次间冰期以来冲绳海槽中部 SS	T 变化 ·····				
	朱照宇	迟宝泉	曹奇原	孙荣涛	(438)
胶州湾东北部养殖海域夏季营养盐分布特征及其对浮游植物	物生长的影	/响	宋秀贤	俞志明	(446)
鼠尾藻(Sargassum thunbergii)有性生殖过程与育苗			王增福	刘建国	(453)
周期性停食对 鱼(Miichthys miiuy)幼鱼摄食、生长和消化	酶活力的影	彡响			
罗海忠 施兆河	鸟 柳敏海	陈波	于 宏	傅荣兵	(458)
海洋微藻的体外抗肿瘤活性初筛 ······				•••••	
	刘培培	刘茂新	郭 健	管华诗	(464)
胶州湾中大型砂壳纤毛虫的水平分布 赵楠 张武昌	孙 松	宋微波	张永山	李国民	(468
温度和 pH 对刺参(Apostichopus japonicus)消化酶活力的影响。	响				
	字建	王文琪	王仁杰	卢 杰	(476

封面图片说明 该图片示鼠尾藻有性生殖过程中几个关键阶段。由中国科学院海洋研究所刘建国博士采用 CASIO 数码相机拍摄 ,图片 c 和 i 直接从 OPTON 解剖镜目镜中拍摄 ,图片 b, d—h 从 OPTON 显微镜目镜拍摄 (物镜 10 倍 i)。图片 i 在—i 依次表示为:鼠尾藻孢子体、雌生殖托横切面、围生殖窝孔排列待释放的卵子、排出后挂托卵子、从雄生殖托排出的精子囊群、精卵结合过程、第 i 2 次细胞分裂中的受精卵、带假根的胚苗、从雌生殖托和生殖枝上排出的卵子。

图片相关论文发表在《海洋与湖沼》2007年第38卷第5期第453-457页。